ADANSONIA, ser. 2, **12** (3) : 453-460. 1972.

REMARQUES SUR L'*EUPHORBIA STENOCLADA* BAILL.

par G. THOMASSON

RÉSUMÉ : Certains aspects morphologiques de l'*Euphorbia stenoclada* Baill. sont étudiés, concernant le port, les feuilles, les épines, l'inflorescence. Le problème du polymorphisme de l'espèce est posé.

SUMMARY : About some morphological aspects of *Euphorbia stenoclada* Baill.: its port, its leaves, its spines and its inflorescence are studied. The problem of the polymorphism of the species is asked.

Parmi les Euphorbes malgaches dites « Coralliformes » (J. LEANDRI, 1952-1953), l'*Euphorbia stenoclada* Baill. tient une place particulière en raison de la spinescence de son appareil végétatif. Dans sa diagnose, H. BAILLON (1887) mentionnait en effet chez *Euphorbia stenoclada* sp. nov. « ramis crebris intricatis pennae anserinae crassitudine, hinc inde spinis rigidis longe conicis armatis ». La valeur de ces épines a été par la suite différemment interprétée par divers auteurs. Par ailleurs, comme toutes les Euphorbes coralliformes, cette espèce n'est pas aphylle ; au niveau inflorescentiel elle comporte des feuilles réduites, apparaissant de façon fugace lors de la floraison, et au niveau végétatif des feuilles inhibées et ne dépassant guère le stade méristématique, mais pouvant se développer dans des conditions exceptionnelles d'humidité mésologique.

RÉPARTITION

Euphorbia stenoclada Baill. a son aire de répartition dans l'Ouest et le Sud de la région occidentale (cf. carte de végétation de H. HUMBERT, 1955), à climat semi-aride. On le trouve plus particulièrement dans la zone côtière Sud-Ouest, sur des terrains sableux et calcaires, jusqu'à une distance n'excédant que rarement 50 km de la mer. Des peuplements denses, quasi purs, se rencontrent sur les dunes côtières, tandis que le nombre d'individus va diminuant sur le plateau calcaire et les sables roux au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la mer, pour se raréfier et disparaître lorsqu'on atteint les terrains métamorphiques. La localisation de cette espèce semble donc être liée, non seulement au climat, mais encore à la nature du sol.

L'APPAREIL VÉGÉTATIF

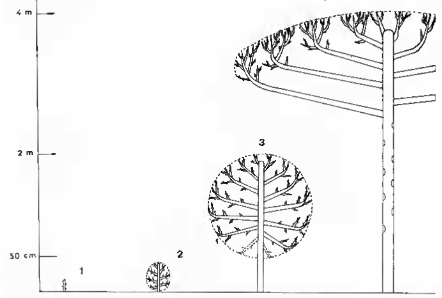
LE PORT.

Euphorbia stenoclada Baill. est un petit arbre à port de « pin parasol » pouvant atteindre 4-5 m à l'état adulte. Nous avons pu observer les stades successifs de l'élaboration de ce port depuis la germination. La croissance de cette espèce étant extrêmement lente, nous avons étudié sur le terrain l'architecture de différents individus en fonction de leur taille.

Stade 1. — Les germinations (observées sur dune littorale) : plantules herbacées de 8-10 cm (radicule comprise) typiques des Dicotylédones; cotylédons arrondis foliacés de 6-7 mm de long.

Stade 2 (fig. 1). — 10-20 cm (tige 5 cm, racine 15 cm); premières ramifications : axes secondaires épineux, plagiotropes et apparaissant régulièrement selon 3 hélices, suivant la phyllotaxie de la feuille axillante, elle-même réduite à un petit bourrelet; le « tronc » est différencié, charnu, déjà lignifié.

Stade 3 (fig. 2 et 3). — Le jeune tronc mesure 30 à 40 cm, les « branches » sont ramifiées. Nous n'avons pu observer l'appareil souterrain dans sa



Pl. 1. — **1,** stade 2: port de la jeune plantule (axe principal orthotrope et début de ramification secondaire épineuse); **2,** stade 3; début d'élaboration du port en boule, les rameaux secondaires épineux les plus récents commencent à se redresser; **3,** fin du stade 3; le port en boule est réalisé, les rameaux terminaux sont orthotropes, les autres rameaux disparaissent par élagage naturel; **4,** stade 4; port en pin parasol; seules persistent les ramifications secondaires du tiers supérieur du tronc; les rameaux terminaux sont orthotropes, les autres rameaux disparaissent par élagage naturel.

totalité : en effet, la racine principale s'allonge démesurément afin de pouvoir atteindre la nappe phréatique située souvent plusieurs mètres au-dessous de la surface du sol; les racines secondaires se ramifient abondamment et de façon superficielle. Nous n'avons pas observé de tubérisation. La partie aérienne s'organise alors pour donner un port « en boule » : l'extrémité des axes secondaires se redresse quelque peu, les axes les plus récents étant orthotropes dans leur quasi-totalité. L'apex de l'axe primaire fonctionne dès lors de façon très ralentie, comme s'il était inhibé par le développement actif des rameaux secondaires.

Vers la fin de ce stade (2 m de hauteur en moyenne), les axes secondaires les plus anciens deviennent décombants, vraisemblablement sous l'effet de la pesanteur et par sénilité, puis se dessèchent et tombent.

Stade 4 (fig. 4). — Le port en « pin parsol » est réalisé. Seules persistent les ramifications latérales du tiers supérieur du tronc : leur partie proximale, plagiotrope, est d'autant plus développée qu'elles sont plus anciennes, leur partie distale étant orthotrope.

Chaque branche se comporte comme la plante entière au stade 3, différenciant des ramifications latérales lui conférant une extrémité en boule, sa base se dénudant par élagage naturel.

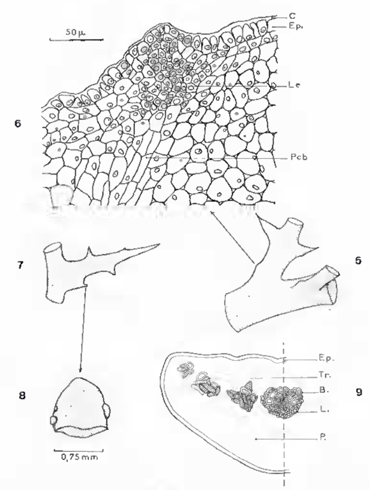
Les feuilles.

Différents auteurs, H. Baillon (1887), J. Costantin et I. Gallaud (1905), H. Poisson (1912), M. Denis (1921), J. Leandri (1935) considèrent *Euphorbia stenoclada* Baill. comme aphylle. Tel est apparemment l'aspect de la plante à diverses époques de l'année, en dehors de la saison pluvieuse notamment. La feuille n'est extériorisée que par un petit mamelon. Les coupes à ce niveau montrent un massif méristématique prolongé par quelques cellules procambiales en direction du cylindre central du rameau. Nous interprétons ces massifs méristématiques comme une feuille non développée (fig. 5 et 6).

Toutefois des feuilles de taille réduite (environ 1 mm), très fugaces, existent toujours au niveau inflorescentiel juste avant les premières pluies (novembre-décembre). Dans certaines conditions exceptionnelles d'humidité, des feuilles d'aspect identique peuvent se former à certains niveaux de l'appareil végétatif; nous en avons ainsi observé d'une part sur un individu cultivé en serre au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, et dont elles axillaient les rameaux épineux (fig. 7), d'autre part sur tous les rameaux terminaux de plusieurs individus inermes après une saison particulièrement pluvieuse (pays Mahafaly, pont de la rivière Sakamena, mars 1972).

Le limbe se présente sous la forme d'une écaille charnue sans nervure visible et portant de part et d'autre de sa base un petit bourrelet correspondant aux stipules (fig. 8).

En coupe transversale (fig. 9), on distingue la nervure centrale faiblement lignifiée, accompagnée latéralement de massifs de trachéides correspondant aux nervures secondaires. Dans la partie basale de ce limbe (épipo-



Pl. 2. — 5, fragment de rameau épineux montrant son mamelon basal; 6, coupe transversale de ce mamelon à valeur de feuille axillante du rameau (C, cuticule; Ep, épiderme; Le, limbe embryonnaire; Pcb, procambium); 7, fragment de rameau épineux montrant sa feuille axillante développée; 8, feuille axillante munie de ses stipules; 9, coupe transversale de la feuille axillante montrant le faisceau central différencié (B, bois; L, liber) et les nervures secondaires à l'état de trachéides (Tr). P, Parenchyme; Ep, épiderme.

dium) ces différents vaisseaux plus ou moins complètement lignifiés s'anastomosent pour donner un faisceau unique correspondant au pétiole (mésopodium) qui est la partie distale du renflement externe portant le limbe. Par éclaircissement, nous avons pu suivre la marche du faisceau, du pétiole au cylindre central de la tige : très vite, deux faisceaux latéraux L1 et L2 s'écartent du faisceau médian et cheminent parallèlement à lui dans le

renflement basal, puis dans la tige dont ils rejoignent le faisceau central. Cette partie à trois faisceaux représente la base foliaire ou hypopodium. Il s'agit donc d'une feuille complète dont les trois parties, épipodium, mésopodium et hypopodium sont représentées.

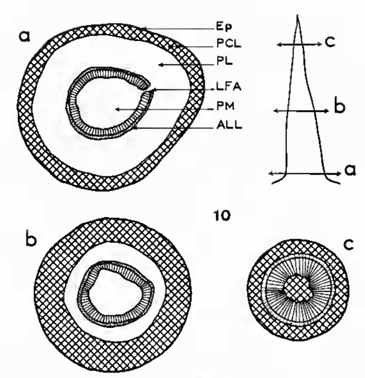
Les épines.

H. Baillon (1887) signalait la présence d'épines chez *Euphorbia stenoclada* Baill. E. Drake (1899) les considérait comme des « rameaux avortés, transformés en gros aiguillons », ou des « pédoncules florifères avortés ». Toujours sur une simple observation de morphologie externe, J. Costantin et I. Gallaud (1905) conféraient à ces épines « la valeur morphologique d'une tige »; H. Poisson (1912) et M. Denis (1921) en arrivaient à la même conclusion. Toutefois J. Leandri (1934, 1943, 1966), suivant le même procédé, pense qu'il s'agit « de simples excroissances du rameau », donc d'émergences. Nous nous sommes proposés, par l'anatomie et la morphologie, de préciser chez cette Euphorbe la nature exacte des épines. Ces dernières ne sont pas disposées au hasard sur la tige, mais suivent un ordre précis déterminé par la phyllotaxie de la plante; leur disposition « double » celle des feuilles. D'autre part, à la base des épines de première importance existent, non seulement la feuille axillante, mais encore deux préfeuilles β et α.

De ces simples observations, nous pouvons déjà émettre l'hypothèse d'une analogie de structure entre les rameaux normaux et celle des épines, les uns et les autres étant axillés de la même façon par une feuille. L'anatomie de ces épines permet de confirmer et de préciser leur nature exacte.

En coupe transversale (fig. 10 a, b, c), la caractéristique essentielle est l'anneau libéroligneux circulaire de structure identique à celle du rameau principal : il s'agit réellement d'une tige. Il est cependant intéressant de remarquer que la croissance de ce rameau, contrairement à celle du rameau principal, est limitée.

De la base au sommet, les coupes transversales de ce rameau court montrent une augmentation progressive de la lignification (test à la phloroglucine chlorhydrique) avec diminution de la moelle. Ainsi en (a) voit-on une moelle importante entourée de l'anneau libéroligneux secondaire; l'écorce, très épaisse, montre un parenchyme lacuneux volumineux lignifié à sa partie externe, cette dernière recouverte par l'épiderme à cuticule cireuse épaisse. En (b), — ainsi que dans le reste de l'épine, — le diamètre de l'anneau libéro-ligneux reste constant. Le parenchyme lacuneux diminue tandis que le parenchyme lignifié prend de plus en plus d'importance. En (c) la moelle n'occupe plus qu'une place très restreinte alors que le bois s'est considérablement épaissi. Le liber a aussi légèrement augmenté. Le parenchyme lacuneux a complètement disparu et seule subsiste une bande de parenchyme lignifié. La partie distale de l'épine n'est plus constituée que de l'anneau libéro-ligneux enfermant quelques cellules médullaires faiblement lignifiées, et entouré d'un manchon cortical lignifié recouvert de l'épiderme fortement cutinisé.



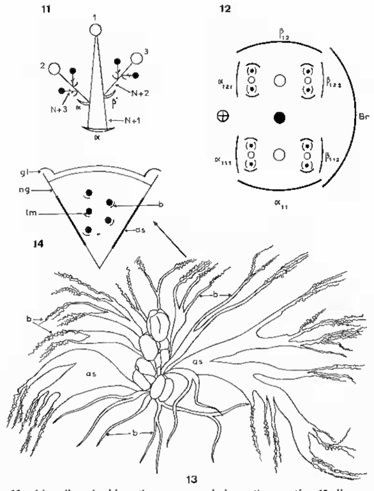
Pl. 3. — **10,** coupes transversales d'une épine à différents niveaux, montrant sa structure de tige (Ep, épiderme; PCL, parenchyme cortical lignifié; PL, parenchyme lacuneux cortical; LFA, lacune de la feuille axillante; PM, parenchyme médullaire; ALL, anneau libéro-ligneux).

Sur l'épine se trouvent généralement 2 à 4 petites excroissances dont la répartition régulière semble suivre 3 hélices. Chaque excroissance correspond à 2 zones méristématiques reliées chacune par un cordon procambial au faisceau central de l'épine. Nous interprétons le massif méristématique inférieur comme une feuille inhibée axillant le supérieur à valeur de rameau, ce dernier pouvant se développer pour donner une petite épine de structure identique à celle de l'épine mère.

L'INFLORESCENCE

Les cyathes sont regroupées en incyathescences, portées latéralement près de l'apex des rameaux terminaux.

L'incyathescence, construite sur le type cyme bipare, comporte 4 degrés de ramification dont le dernier, représenté par les axes n + 3, reste à l'état de rudiments stériles. Par ailleurs, la cyathe centrale, correspondant au premier axe n, ne se développe jamais complètement, n'étant représentée que par une petite languette vestigiale. L'incyathescence, très condensée



Pl. 4. — **11,** schéma d'une demi-incyathescence; en noir, les cyathes avortées; **12,** diagramme de l'incyathescence; **13,** détail d'une cime de fleurs mâles montrant leurs bractées (b) et les appendices membraneux d'origine stipulaire (as) dérivant de la nervure glandulaire (ng); **14,** diagramme de cette partie de la cyathe mâle. (Mêmes abréviations que pour la fig. 13; gl, une demi-glande de l'involucre; fm, fleur mâle).

du fait de l'élongation très faible de ses axes constitutifs, ne comporte donc que 6 cyathes fonctionnelles (voir schéma et diagramme, fig. 11 et 12).

Chez *Euphorbia stenoclada* Baill., comme chez toutes les Euphorbes coralliformes, les cyathes sont unisexuées. La pollinisation croisée est de règle, le groupe étant dioïque.

La cyathe mâle est constituée par un axe central stérile représentant une fleur femelle avortée, entouré de 5 cymes de fleurs mâles, ces dernières munies de leurs bractées. Des 4 glandes de l'involucre sont issues 5 paires

d'appendices membraneux enveloppant les cymes mâles (fig. 13; voir diagramme, fig. 14).

La cyathe femelle comporte une fleur femelle centrale possédant une petite collerette. Les appendices membraneux issus des glandes de l'involucre existent toujours, enveloppant un très grand nombre de pièces laciniées que nous interprétons comme des fleurs mâles avortées et leurs bractées.

CONCLUSION

Si la structure de l'appareil inflorescentiel est remarquablement constante, il en va différemment en ce qui concerne l'appareil végétatif, très variable dans les degrés de spinescence et de crassulescence. C'est ainsi qu'en 1912, H. Poisson subdivisait l'espèce *stenoclada* en plusieurs variétés d'après l'aspect des rameaux : *striata*, *globulosa* et *laevigata* (voir sa pl. 6). Nous avons retrouvé sur le terrain ces diverses variétés : la variété *globulosa*, la plus fréquente, sur les sables dunaires littoraux et le calcaire; les deux autres variétés s'observent sur les mêmes sols mais sont, en particulier *striata*, moins fréquentes.

Avant H. Poisson, J. Costantin et I. Gallaud, en 1905, créaient une nouvelle espèce remarquablement épineuse, *Euphorbia cirsioides* Cost. et Gallaud. En 1921, M. Denis montrait qu'il s'agissait d'un *Euphorbia stenoclada* Baill. Nous avons retrouvé cette forme uniquement sur les sables roux et différant des variétés créées par H. Poisson par la carnosité moins importante, la taille qui ne dépasse qu'exceptionnellement 2 m et le port de l'adulte qui reste en boule.

Nous pensons par ailleurs nécessaire de distinguer une autre forme totalement inerme et à rameaux très charnus que l'on rencontre par places sur sols calcaires.

Toutefois la distinction entre ces diverses variétés (celle des sables roux exclus) est souvent rendue difficile du fait de l'existence de nombreuses formes intermédiaires : la présence de ces dernières ne serait-elle pas une manifestation du polymorphisme de l'espèce?

Bibliographie

Baillon, H. — *Euphorbia stenoclada* in Liste des plantes de Madagascar. Bull. mens. Soc. Linn. de Paris **1** : 672 (1887).

Denis, M. — Euphorbiées des îles Australes d'Afrique. 1 vol., 152 p., Nemours (1921).

Costantin, J. et Gallaud, I. — Nouveau groupe du genre *Euphorbia* habitant Madagascar. Ann. Sc. Nat. Bot., sér. **9**, **11** : 287-312 (1905).

Leandri, J. — *Euphorbiaceae* in Catalogue des plantes de Madagascar. Bull. Acad. Malg. n.s., **19** : 121-145 (1935).

— Les Euphorbes épineuses et coralliformes de Madagascar. *Cactées* **7** : 13:67 (1952).

— Les Euphorbes épineuses et coralliformes de Madagascar. *Cactées* **7** : 32-79 (1953).

— Observations sur l'*Euphorbia oncoclada* Drake et sur quelques Euphorbes coralliformes malgaches. Adansonia, n.s., **6** : 331-349 (1966).

Poisson, H. — Recherches sur la flore méridionale de Madagascar. *Thèse*, Fac. Sc. Paris (1912).

Équipe de Morphologie I,
U.E.R. 59, Université de Paris-VI
1, rue Guy-de-la-Brosse — Paris-V[e].